Über die Ausbreitungswege sogenannter perimediterraner Süßwasserfische

Akdeniz etrafinda yaşayan tatli su baliklarinin yayiliş yollari hakkinda

Von

CURT KOSSWIG, Hamburg

Herrn Dr. Hans Kumerloeve zum 70. Geburtstag

Özet: Ak deníz etrafinda yayilmiş bulunan primer tatli su baliklari orijinleri bakimindan üçe ayrilabilir: 1. a.) menşeleri Güney-Dogu Asya elemanlari (mesela *Tor* genusu), b.) Bati Asya elemanlari (mesela bazi *Barbus* türleri), c.) eski Avrupa faunasi elemani olan ve Leuciscinae' ye ait bazi genuslar (mesela *Phoxinellus*). Son senelerde ortaya atilan bir araştirma sonucu olarak Miosen devrinin sonuna doğru bugünkü Akdeniz havzasi denizsel vasfini kayb ederek bir tatli su sistemi haline tahavvül etmiştir. Böylelikle dolambaçli ve bugünkü kitalar vasitasiyle yayilabilen tatli su yollarinin yaninda daha kestirmeli bir yolun daha mevcut olduğu düşünülebilir.

In den vergangenen 35 Jahren wurde im gesamten Staatsgebiet der Türkei im Rahmen einer allgemeinen faunistischen Aufnahme eine reiche Sammlung auch von Süßwasserfischen zusammengebracht. Ihre Bearbeitung lieferte für viele bekannte Arten Erstfunde aus der Türkei, daneben aber auch eine größere Anzahl in der Türkei endemischer, als neu beschriebener Arten. Damit ergab sich erstmalig eine wohl fundierte zoogeographische Betrachtung der Fische besonders Anatoliens, zugleich aber auch der Nachbargebiete im Nahen Osten. Ältere Überlegungen von Bodenheimer (1934) und Berg (1933) konnten richtiggestellt werden (Kosswig 1952). Endlich hat sich in den letzten Jahren M. Karaman (1969, 1971, 1972) durch die Revision mehrerer Gruppen der schwierigen Cypriniden verdient gemacht und eine Überprüfung früher geäußerter Erörterungen zur historischen Zoogeographie der türkischen und der vorderasiatischen Süßwasserfische ermöglicht (Kosswig 1964, Kosswig & Battalgil 1942). In diese Erwägungen sind paläogeographische Daten einzubeziehen. Hierher gehören folgende Tatsachen: 1. Die Hebung Anatoliens auf seinen heutigen Stand über dem Meeresniveau ist ein spätes, plio- bis pleistozänes Ereignis (Chaput 1934). — 2. eine einheitliche, aber auf das eigentliche Kleinasien beschränkte Landmasse erscheint im Miozän, während Ostanatolien noch größtenteils vom Meer bedeckt bleibt. Kleinasien bewahrt andererseits lange einen direkten Kontakt mit der Balkanhalbinsel bis zur Peloponnes; über das verbindende ägäische Festland führte ein Süßwasserstrom, der Ägäopotamos Verhoeffs (1941), u. a. Wasser aus dem Sarmatischen Becken in das am Ende des Pliozäns verkleinerte Mittelmeer. Die Mündung des Ägäopotamos wird zwischen Kreta und Kos angenommen. Die frühe Be-

siedlung Kleinasiens mit primären Süßwasserfischen, wie es die Cypriniden sind, erfolgte demnach von ihrem südostasiatischen Entstehungs- und Mannigfaltigkeitszentrum aus auf dem Umweg über Sibirien und Mitteleuropa. Erst mit dem Verschwinden der syrisch-persischen See im oberen Miozän wird für primäre Süßwasserfische ein Weg zwischen Vorderasien und Kleinasien frei. — 3. Während längerer Epochen, noch während des Pleistozäns, war die centralanatolische Hochebene von einem Seensystem bedeckt (centralanatolischer Binnensee), das für den Faunenaustausch zwischen verschiedenen Flüssen von großer Bedeutung war, die heute in verschiedene Meere münden (Sakarya, Kizil Irmak, Çoruh, Araxes, Kura, Euphrat und Tigris). Sieht man von Repräsentanten der peripheren Süßwasserfische wie *Mugil*-Arten und *Anguilla anguilla* ab, so beeindrucken die sekundären durch die große Zahl ihrer Vertreter wie durch ihr verschiedenes Alter in Anatolien. Die ältesten sekundären Süßwasserfische Anatoliens sind Cyprinodontiden aus der Gattung *Aphanius* (einschließlich der aufgehobenen Gattung *Anatolichthys* und des jetzt als Subgenus betrachteten *Kosswigichthys)*. Die Gesamtverbreitung dieser Gattung deckt sich eindeutig mit dem der Tethys bzw. der Paratethys, die seit voreozänen Zeiten bis zum Miozän große Teile Europas bedeckte. Fossile Vertreter lebten im Pariser Becken, aber auch in Transkaspien; die rezenten *Aphanius* sind perimediterran verbreitet und dehnen ihr Gebiet bis in den westlichen Indischen Ozean aus. Man wird *Aphanius* mit guten Gründen als Relikt der Tethys bezeichnen können (Steinitz 1951; Kosswig 1943; Villwock, zuletzt 1972).

Eine zweite Gruppe sekundärer Süßwasserfische Anatoliens stellen die sarmatischen Relikte, wie die Gattungen *Mesogobius, Bubyr, Proterorhinus, Caspialosa* und *Clupeonella.* Sie haben Repräsentanten im Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres und der Marmara; *Gobius platyrostris* lebt noch in 2000 m Höhe im Oberlauf der Kura, die in das Kaspische Meer mündet (Kuru 1971).

Unter den Glazialrelikten finden sich folgende sekundären Süßwasserarten: *Gasterosteus aculeatus* in küstennahen Gewässern des Schwarzen und des Mittelmeeres sowie *Salmo trutta,* die in den Ökotypen *fario* und *lacustris* sich in vielen kalten Gewässern ganz Anatoliens findet und selbst die Oberläufe von Euphrat und Tigris besiedelt hat. Die Forelle von offenbar großer ökologischer Valenz hat wahrscheinlich eine ältere Salmonidenschicht in Anatolien weitgehend verdrängt. Nur aus dem Oberlauf des Seyhan ist *Salmo (Platysalmo) platycephalus* von Behnke (1968) beschrieben worden.

Eine vierte Gruppe mariner Einwanderer aus der jüngsten Zeit enthält mediterrane Zuwanderer wie *Syngnathus abaster (= S. nigrolineatus)* und *Atherina mochon.* Beide erreichten vermutlich während eines der letzten Interglaziale sogar den Kaspisee. Während die Seenadel in vielen Stillge-

wässern am Rande des Schwarzen Meeres und der Marmara verbreitet ist, kennen wir *A. mochon* nur aus dem See von Sapanca, einst ein Abschnitt des Sakarya-Bosporus von Pfannenstiel, der im Thyrrenien I und II die Verbindung zwischen dem pontokaspischen Gebiet und dem Mittelmeer bildete. Anzufügen sind hier Einwanderer aus dem Indischen Ozean, die auf Euphrat und Tigris beschränkt sind, wie *Arius cous* und *Mugil abu*, letzterer in einem Exemplar in den Quellen des Habur an der türkisch-syrischen Grenze erbeutet (Kuru, mündl. Mitteilung).

Auf den ersten Blick erscheint die Geschichte der Süßwasserfische der primären Gruppe in unserem Gebiet unübersichtlich. Ein erster Versuch, sie zu interpretieren, erfolgte vor 30 Jahren (Kosswig & Battalgil 1942). Er kann durch spätere Veröffentlichunen in seinem Grundprinzip als bestätigt gelten. Einzelzüge treten aber deutlicher hervor, und neue paläogeographische Daten erleichtern das Verständnis.

Man kann ihrer allgemeinen Verbreitung nach unter den türkischen primären Süßwasserfischen zwei Gruppen unterscheiden, die als westlicher und als östlicher Herkunft bezeichnet werden dürfen. Mit westlicher Herkunft sind Arten oder Gattungen gemeint, die in Europa mehr oder weniger weit verbreitet sind und die ihr Areal über Teile oder auch die Gesamtheit der Türkei ausdehnen und diese an ihren Ost- und Südgrenzen noch erheblich überschreiten können. Soweit es sich bei diesen „westlichen" Formen um Cypriniden handelt, darf man mit Banarescu (1968) annehmen, daß sie in Ostasien entstanden und den Weg nach Europa über Sibirien fanden, das noch im Pliozän eine reichere Cyprinidenfauna besaß als heute. Frühe Einwanderer nach Europa haben sich zu Gattungen differenziert, die verschiedene Teile des Gebiets mit verschiedenen Arten oder Subspecies besiedeln. Später von Europa her in türkische Süßgewässer vorgedrungene Formen, früher als „Donaufauna" bezeichnet, sind bevorzugt im Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres, der Marmara und des im Pleistözän schrittweise von S nach N im Meer versinkenden Ägäopotamos zu finden.

Zu dem alten europäischen Faunenelement gehören, reich vertreten in Anatolien, die folgenden Gattungen mit dort endemischen Arten:

Alburnus orontis (einschließlich *A. kosswigi, A. nasreddini, A. escherichi)*, von C-Anatolien bis zum Hatay

Alburnus akili, See von Beyşehir (C-Anatolien)

Alburnus heckeli, Hazar-See bei Elaziğ (O-Anatolien)

Alburnus mossulensis, Euphrat-Tigrissystem

Chalcalburnus tarihi, Van See

Chondrostoma regium, Chondrostoma colchicum. Kizil Irmak (?), Euphrat und Tigris, nördliches O-Anatolien

Aspius vorax, Euphrat und Tigris

Gobio hettiticus, C-Anatolien

Gobio gobio microlepidotus, G. g. intermedius, C-Anatolien
Leuciscus cephalus orientalis, L. c. cephalopsis, Euphrat und Tigris, östl. N-Anatolien, C-Anatolien

Leuciscus lepidus, Euphrat und Tigris, See von Beyşehir
Cobitis elongata bilseli, See von Beyşehir, Murat suyu (oberer Euphrat) [1])
Noemacheilus angorae, Balkan, ganz Anatolien.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß diese Arten mit alter europäischer Verwandtschaft im Gegensatz zu der sogleich zu besprechenden „Donaufauna" im Einzugsgebiet des Schwarzen Meeres, der Marmara und im ägäischen Gebiet fast vollkommen fehlen, dafür aber Zeit genug hatten, sich nach Ostanatolien auszudehnen und mit Euphrat und Tigris bis Mesopotamien vorzudringen. Ihre schnelle Verbreitung über Central- und Ostanatolien wurde sicherlich durch den centralanatolischen Binnensee sehr erleichtert. Es wurde bereits an früherer Stelle darauf hingewiesen, daß das westanatolische Bergland eine wichtige Verbreitungsgrenze für Bewohner Centralanatoliens darstellte (Kosswig 1955, 1956), so daß diese den ägäischen Raum nicht erreichen konnten.

Zu den mit der mitteleuropäischen, sogenannten Donaufauna identischen Arten gehören u. a. die folgenden:

Alburnus alburnus
Blicca bjoerkna
Abramis brama
Chondrostoma nasus
Rutilus rutilus
Rutilus frisii
Gobio gobio
Rhodeus sericeus amarus
Scardinius erythrophthalmus
Leuciscus borysthenicus
Alburnoides bipunctatus
Aspius rapax
Lucioperca lucioperca
Perca fluviatilis
Chalcalburnus chalcoides.

Im Schwarzmeergebiet liegt für die meisten dieser Formen die östliche Verbreitungsgrenze im Mündungsgebiet des Kizil Irmak und des Yeşil Irmak. Nur im westlichen Teil der nordanatolischen Küste des Schwarzen Meeres gibt es langsam fließende und stehende Gewässer großen Umfangs, den typischen Biotop der „Donaufauna". Im nördlichen O-Anatolien bis zur sowjetischen Grenze gibt es nur kleine, meist stark fließende Flüsse und Bäche. In diesen leben nur solche Arten, die sich auch heute noch durch das brackige Schwarze Meer verbreiten können, wie *Chalcalburnus chalcoides, Barbus plebejus escherichi* und *Rutilus frisii.* In den großen Seen im Umkreis der Marmara sind diese Arten oft vertreten. Bemerkenswert ist das Vorkommen von Vertretern dieser Fauna im ägäischen Gebiet: *Chondrostoma nasus* wurde bei Manisa, *Alburnoides bipunctatus* und

[1]) Bacescu briefl.

Rhodeus sericeus amarus bei Izmir und *Leuciscus borysthenicus* noch weiter südlich bei Güllük gefangen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Elemente der sogenannten Donaufauna das in den Glazialen weitgehend ausgesüßte Schwarze Meer als Refugium benutzten, von dem aus sie sich in unser Gebiet am W- und N-Rande ausbreiten konnten, während sie sich postglazial wieder nach Mitteleuropa vorschoben.

Einen ganz andersartigen Verbreitungstyp stellen in Anatolien die Formen dar, die west- oder südostasiatischer Herkunft sind und die in Anatolien einwanderten, seitdem dieses den Anschluß an Westasien gefunden hatte, also seit dem unteren Miozän oder dem beginnenden Pliozän. Sehr wenige dieser Formen kommen heute in Europa vor, auch das ägäische Gebiet wurde kaum erreicht, die westanatolische Schranke selten überschritten. Im Marmaragebiet besitzt nur der Iznik-See einen Vertreter dieser Gruppe in *Capoeta tinca,* die ebenso wie *Capoeta capoeta sieboldi* im übrigen auf alle ins Schwarze Meer mündenden Flüsse von Sakarya bis zum Rion beschränkt ist. Daß diese Ausbreitung durch das glaziale, ausgesüßte Schwarze Meer hindurch erfolgte, kann nicht zweifelhaft sein. Die westasiatische Gattung *Capoeta* (nach Karaman 1969, bislang fälschlicherweise zu *Varicorhinus* gestellt) ist in Persien, Syrien, Mesopotamien, Palästina und in Anatolien weit verbreitet. Das größte Areal besitzt *Capoeta capoeta* mit Unterarten im Kura- und Araxesbecken, im Euphrat-Tigris-System einschließlich Syriens und Palästinas sowie in Teilen Anatoliens. *C. trutta* (bzw. die ihr verwandte oder mit ihr identische *C. barroisi)* lebt im Euphrat und Tigris und kommt auch im Hatay und bis Tarsus vor. Diese aus dem syrischen Raum nach W vorstoßende Ausbreitung, die u. a. auch in der Gattung *Acanthobrama* beobachtet werden kann, ist dadurch bedingt, daß während einer glazialen Regression des Mittelmeeres der Golf von Iskenderun trocken lag (Kosswig 1965).

Die Angabe, daß im Beyşehir- und im Eğridirsee ein Vertreter der hochasiatischen Gattung *Schizothorax* vorkäme, ist inzwischen durch Karaman (1969) richtiggestellt worden: Die für *Schizothorax* gehaltenen Individuen sind tatsächlich etwas aberrante Angehörige der lokalen *Capoeta pestai.* So bleibt als „hochasiatisch", und im übrigen streng auf das Euphrat-Tigris-Gebiet beschränkt, nur die Siluridengattung *Gymnothorax* mit zwei oder drei Arten übrig. Diese hochspezialisierten Fische leben an vielen Stellen in der Forellenregion beider Ströme.

Die unten näher zu besprechenden Gattungen mit sogenannter perimediterraner Verbreitung, die nach Berg (1933) Beziehungen zur hochasiatischen Fauna besitzen sollten, sind offenbar ganz anders zu beurteilen (s. S. 15).

Noch im Ceyhan, einem ins Mittelmeer mündenden Fluß des eigentlichen Kleinasiens, lebt eine Art afrikanischer Herkunft: Der Wels *Clarias*

lazera (Kosswig 1969), sonst in Palästina, Syrien und dem Hatay verbreitet. Einer der Oberläufe des Ceyhan, das Aksu, gehörte ursprünglich zum Grabenbruch des Jordan und wurde erst später vom Ceyhan angezapft. So erklärt sich das Vorkommen von *Clarias lazera* gemeinsam mit *Anguilla anguilla* und *Blennius fluviatilis* relativ einfach. *Clarias* wurde übrigens im Euphrat-Tigrissystem nie gefunden, obwohl in anderen Gruppen oft enge Beziehungen zwischen Syrien-Palästina und den beiden großen Strömen beobachtet werden. Ob hierfür ökologische Gründe verantwortlich sind, indem ein anderer Fisch dort die Stelle des *Clarias* besetzt hält, muß dahingestellt bleiben.

Als gegen Ende des Miozäns die letzte Verbindung zwischen dem Mittelmeer und dem Indischen Ozean verloren ging, wurde Mesopotamien von einer reichen Süßwasserfischfauna besiedelt. Einerseits konnten Westasiaten und Alteuropäer in das Gebiet sich ausdehnen, andererseits gelangte nunmehr unter klimatisch günstigen Bedingungen ein Teil der sehr reich entwickelten südostasiatischen Fauna hierher und eroberte darüber hinaus während des Pliozäns Afrika, Syrien-Palästina, Arabien und drang nach Anatolien vor. Zu dieser aus SO-Asien stammenden Fauna im Nahen Osten gehören u. a. Gattungen wie *Clarias, Mastacembelus, Cyprinion, Bertinius, Carasobarbus, Kosswigobarbus, Tor, Discognathus, Garra, Tylognathus,* ein Teil der Arten der artenreichen Gattung *Barbus* s. str. und vielleicht *Hemigrammocapoeta.* Aus der Frühzeit der Einwanderung dieser südostasiatischen Elemente nach Anatolien (kein Vertreter in Europa!) ist in erster Linie das Subgenus *Neothylognathus* der Gattung *Hemigrammocapoeta* zu nennen. *H. klatti* lebt in den Quellen des Großen Mäander am äußersten Westrand der anatolischen Hochebene, ferner in einem Quellsee bei Isparta und dem benachbarten See von Eğridir in SW-Centralanatolien. Die anderen Gattungen treten erst im Euphrat-Tigrisgebiet sowie südlich des Taurus bis in die Gegend von Tarsus auf. Diese Art der Verbreitung legt folgenden Schluß nahe: Eine erste Invasion südostasiatischer Elemente erfolgte bereits im Spättertiär. Ihr einziger heutiger Repräsentant, *H. klatti,* überstand die Bedingungen des Pluvials (Glazials) auf der anatolischen Hochebene. Andere Südostasiaten wanderten im Glazial ab oder wurden vernichtet; eine Neubesiedlung insbesondere Ostanatoliens, d. h. der beiden Zuflüsse des Euphrats, Kara Su und Murat Suyu, erfolgte erst postglazial von einem südlich des Taurusgebirges gelegenen Refugium her. Gegen diese Interpretation kann eingewandt werden, daß gerade die Gattung *Hemigrammocapoeta* keine engeren Beziehungen nach SO-Asien besitzt, ihre Verbreitung ist auf den Raum zwischen Anatolien und Palästina beschränkt. Betont sei noch, daß manche dieser südostasiatischen Gattungen Vertreter auch noch in Nordafrika besitzen, wie z. B. *Tor.* Auf diese Tatsache wird bei der Besprechung perimediterran verbreiteter Formengruppen noch zurückzukommen sein.

Die frühe Besiedlung Anatoliens durch primäre Süßwasserfische begann, wie die vorausgehenden Erörterungen gezeigt haben werden, bereits im Tertiär. Während der Kälteperioden des Pleistozäns standen ihnen relativ leicht erreichbare Refugien zur Verfügung, nämlich 1. ein weitgehend ausgesüßtes Schwarzes Meer, in dem nicht allein die aus Mitteleuropa verdrängte „Donaufauna" eine Zuflucht fand; vielmehr konnten auch Elemente westasiatischer Herkunft wie *Barbus plebejus, Capoeta tinca* und die Rasse *sieboldi* der *C. capoeta* davon Gebrauch machen.

2. Das System des centralanatolischen Binnensees, der heute auf wenige, zum Teil salzige Seen eingeschrumpft ist, vermittelte im regenreichen Pleistozän Zufluchtmöglichkeiten; wurde dieser See doch nicht allein durch Regenwasser gespeist, sondern erhielt Zufluß aus zahlreichen Quellen, die während der Wintermonate zur Aufwärmung des Wassers beigetragen haben dürften.

3. Die Niederungen im Gebiet des Kaspisees im Mündungsgebiet von Kura und Araxes, das warme Lenkoran, bilden ein Gebiet, aus dem bei Eintritt günstiger Verhältnisse *Capoeta capeta capoeta* und *Aspius aspius* bis auf 2000 m Höhe (wieder?) in Ostanatolien aufsteigen konnten.

4. Syrien und Mesopotamien boten den aus SO-Asien eingewanderten Formen ein Rückzugs- und Differenzierungsgebiet, aus dem sie bis in die hochgelegenen Zuflüsse des Euphrat aufzusteigen vermochten, nachdem diese, sich an der östlichen Grenze Kleinasiens vereinigend, den Weg nach S fanden.

Während der centralanatolische Binnensee wahrscheinlich für viele, auch wärmeliebende Arten als Refugium dienen konnte, lagen die Verhältnisse in dem sich hoch auftürmenden Ostanatolien wesentlich ungünstiger. Kuru (1971) hat darauf hingewiesen, daß Ostanatoliens große Ströme, die heute zu drei verschiedenen Meeren abwässern (Çoruh und Yeşil Irmak bzw. Kelkit ins Schwarze Meer; Araxes und Kura in den Kaspi; Euphrat in den Indischen Ozean) in engster Nachbarschaft und über weite Strekken bei verschiedener Flußrichtung parallel zueinander verlaufen. Geringfügige Änderungen im Niveau, vor allem im Gebiet kleiner Zuflüsse, werden oft Gelegenheit zur Anzapfung eines Flußsystems durch ein anderes geboten haben. Dadurch wurde ein Faunenaustausch zwischen denjenigen Arten ermöglicht, die eine Kälteperiode an Ort und Stelle überstanden, also nicht in ein Refugium abwanderten. Nur vier Arten können hier genannt werden, die in den verschiedenen Systemen in identischer Form vorkommen: *Leuciscus cephalus orientalis* und *Alburnoides bipunctatus fasciatus* (beide von der alten europäischen Fauna abstammend), ferner *Barbus plebejus,* vermutlich westasiatischer Herkunft, und endlich ein sekundärer Süßwasserfisch, *Salmo trutta,* die Forelle. Ganz anders verhalten sich wärmebedürftige Formen: So stammt *Capoeta c. capoeta* offenbar aus

dem kaspischen, *C. c. umbla* aus dem syrisch-mesopotamischen Refugium. Beide leben heute in gleicher Höhenlage, erstere im Araxes und der Kura, letztere im Euphratsystem. *C. c. sieboldi* dürfte im glazialen Schwarzen Meer überlebt haben.

Die Gruppe der „perimediterran" verbreiteten Formen ist mit dieser Bezeichnung nicht ihrer Herkunft nach charakterisiert, sondern nur auf Grund ihrer aktuellen Verbreitung. Damit bleibt ihre Geschichte unberührt. Die Gattung *Barbus* s. str. ist in Afrika reich vertreten. Dabei sind sich die Autoren darin einig, daß die *Barbini,* wie auch die *Torini* süd- oder ostasiatischer Herkunft sind und ihre Einwanderung nach Afrika spät erfolgte, seit Ende des Miozäns und im Verlauf des Pliozäns. Denn erst seit jener Epoche war ein letzter mariner Graben verschwunden, der bis dahin das Mittelmeer noch mit dem Indischen Ozean im Gebiet zwischen dem Hatay über Mesopotamien zum Golf von Oman verband. Grundsätzlich steht der Annahme nichts entgegen, daß die Gattungen *Tor* und *Pseudotor* von Vorfahren abstammen, die, aus Südasien kommend, Mesopotamien und Arabien überquerten und in Nordafrika eindrangen. Daß auf diesem Wanderweg immer der Nil gelegen war, der eine reiche äthiopische Fischfauna beherbergt, muß allerdings hinzugefügt werden. Eine Gruppe von Arten der großen Gattung *Barbus* lebt in W-Asien sowie in Europa. Hierher gehören in Europa nördlich der Alpen *Barbus barbus,* sekundär durch Flußanzapfung aus der Donau in den Vardar gelangt, in Südfrankreich und Norditalien *B. meridionalis,* in Spanien *Barbus comiza.* Letztere Art hat auch N-Afrika erreicht. Wenn man bedenkt, daß die Entstehung der Straße von Gibraltar in den Anfang des Pliozäns gelegt wird, ist ein Übergang im genannten Gebiet leicht vorstellbar, dies um so mehr, als viele andere Tierarten eine ganz ähnliche Verbreitung aufweisen. Unklar bleibt allerdings, ob Spanien von N-Afrika her erreicht wurde oder ob in entgegengesetzter Richtung zuerst Spanien, dann erst Afrika besetzt wurden.

Eine *Barbus*-Art, deren Verbreitungsgebiet in W-Asien beginnt und sich dann in vielen Subspezies bis nach Spanien und N-Afrika zieht, ist nach Karaman (1971) *B. capito.* Folgende Subspezies sind bekannt:

Name der Subspezies	Verbreitung
capito	Kura, Araxes, Aralsee (ev. Euphrat und Tigris)
pectoralis	Adana, Aksu, d. h. Kleinasien südlich des Taurus, Syrien, Libanon, Israel
albanicus	S.-Albanien, N.W.-Griechenland
callensis	Tunis, Algerien, Marokko
massaensis	W. Marokko
bocagei	Pyrenäenhalbinsel außer Ebrosystem
graellsi	System des Ebro
haasi	Gebirgsbäche im Ebrosystem

Besonders das Vorkommen von *Barbus capito* in Transkaspien und im Oberlauf der Araxes in Ostanatolien sprechen für eine Ausbreitung dieser Art vom O her. Sie hinterließ auf ihrer Wanderung westwärts Subspezies in Südkleinasien und in Syrien-Palästina, erscheint dann wieder im Westbalkan, schließlich in Spanien und in Nordafrika. Eine andere, sehr formenreiche *Barbus*-Art ist *B. plebejus,* dem Karaman (l. c.) folgende Subspezies zuordnet:

Name der Subspezies	Verbreitung
plebejus	Italien, N-Dalmatien
cyclolepis	Maritza
strumicae	Struma
escherichi	Flüsse im Umkreis des Schwarzen Meeres und der Marmara, vom Ufer bis in große Höhen
euboicus (?)	Euboia
pergamonensis	Bergama (Westanatolien)
kubanicus	Kuban
tauricus	Krim
ercianus	Zuflüsse zum Vansee
ciscaucasicus	Kuma, Terek, Dagistan
lacerta	Kura, Araxes, Çildirsee, Aleppo, Tigris, Euphrat
kosswigi	Hakkari, Zuflüsse des Tigris
gottschaicus	Sewansee
prespensis	Mazedonien, Prespasee

Grundsätzlich kann die Verbreitung der genannten *Barbus*-Arten mit Hilfe von süßen Gewässern auf der Kontinentalmasse erklärt werden; dies gilt besonders von *B. plebejus,* der von südlichen Zuflüssen in den Kaspisee im O sich rings um das Schwarze Meer verbreitet und über die Balkanhalbinsel im W nur bis Dalmatien und in den Po gelangte. Im Pleistozän noch war das Schwarze Meer oft ausgesüßt, die Ägäis zum Teil noch landfest mit Griechenland und Kleinasien verbunden und die nördliche Adria trocken gefallen. Problematischer als die Verbreitung von *B. plebejus* ist die von *B. capito.* Von Transkaspien reicht ihr Areal bis Südanatolien und Dalmatien, dann erscheinen weitere Subspezies erst wieder in Spanien und Nordafrika. Erst durch Karamans wichtige Revision wurde die Zugehörigkeit dieser spanischen und nordafrikanischen Barben zu *B. capito* erkannt. Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, daß nach neueren Forschungsergebnissen zu einem allerdings relativ frühen Zeitpunkt das Mittelmeer selbst als Wanderweg für primäre Süßwasserfische gedient haben kann.

1967 hat Ruggieri den jetzigen Stand unserer Kenntnisse über die Verhältnisse im Mittelmeer zusammengefaßt, wie sie sich seit dem Miozän darstellen: Im unteren Miozän bestand zunächst noch eine breite Verbin-

dung zwischen Atlantik und Indik durch das heutige Mittelmeer. Am Ende des mittleren Miozäns wird die Verbindung mit dem Atlantik zunächst durch die „North Betic strait", später durch die „South Rif strait" sichergestellt. Im unteren Miozän geht die Verbindung mit dem Indischen Ozean ganz verloren. Zu etwa gleicher Zeit entwickelt sich aus der Paratethys allmählich das Sarmatische Binnenmeer, zunächst noch mit „irregular communications with the Mediterranean across the Balkan peninsula and Turkey". Am Ende des Miozäns wird das Mittelmeer vollkommen auch vom Atlantik getrennt. Die sich bildenden Lagunen trocknen aus oder werden ausgesüßt, wie ihre *Melanopsis*fauna beweist. Nach den Tiefseebohrungen der „Glomar Challenger" bildeten sich auf dem Boden des trokken gefallenen Mittelmeeres sogar Gips- und Steinsalzlager. Im Pliozän öffnet sich sodann die Straße von Gibraltar, damit werden erneut marine Verhältnisse im Mittelmeer hergestellt. Es herrschten also im Bassin des heutigen Mittelmeeres gerade zu einer Zeit lakustrische Verhältnisse, als in Antolien sich die „alteuropäische" Fischfauna mit der westasiatischen und der südostasiatischen zu mischen begonnen hatte! Es wird sich kaum eindeutig entscheiden lassen, in welchem Umfang der direkte Weg durch ein ausgesüßtes Mittelmeer größere Bedeutung erlangte als der „Land"weg mit Hilfe alter Süßgewässer nördlich oder südlich des Mittelmeerbeckens. Mit dem Nachweis einer lakustrischen Phase des Mittelmeeres im endenden Miozän ist jedenfalls ein bislang unbekannter Verbreitungsweg aufgezeigt, durch den es Elementen der vorderasiatischen Fischfauna gelingen konnte, sich perimediterran zu verbreiten.

Nun sind unter den Cypriniden nicht nur West- oder Südostasiaten, wie *Barbus* und *Tor* „perimediterran" verbreitet, sondern auch eine Reihe von Gattungen der Leuciscinae, einer holarktischen Unterfamilie, die sich im Raum nördlich von dem der Barbinae entwickelt hat (Banarescu 1968). Demnach kann angenommen werden, daß seit der im Miozän beginnenden Besiedlung Anatoliens durch Cypriniden von Europa her Vertreter der Leuciscinae sich in Kleinasien zu differenzieren begannen. Unter ihnen sind, worauf Karaman (1972) neuerdings hingewiesen hat, eine große Anzahl von klein- oder zwergwüchsigen Formen, von denen er annimmt, daß sie mehrfach, also in paralleler Evolution, aus größeren Vorfahren sich entwickelt haben. So ist z. B. nach Karamans Meinung die Gattung *Leucaspius* mit der Art *delineatus* aus der Gattung *Scardinius* entstanden. Dabei kam es zu einer Reduktion der Reihen der Schlundzähne sowie zu einer Rückbildung der Seitenlinie und zum Zwergwuchs. In ähnlicher Weise sollen von einem *Ladigesocypris*-ähnlichen Vorfahren her die Gattungen *Acanthobrama* und *Phoxinellus* entstanden sein. Im Gegensatz zu der heute monotypischen Gattung *Ladigesocypris* mit reduzierter Seitenlinie haben die Arten der Gattung *Acanthobrama* sich eine wohlausgebildete Seitenlinie bewahrt. In der Karamanschen Revision erhält die Gattung *Phoxinellus* eine bedeutende Stellung. In ihr werden viele Arten vereinigt, die durch

frühere Autoren auf *Phoxinellus, Paraphoxinus, Pararhodeus, Leucaspius* u. a. verteilt worden waren. Nach Karaman gehören selbst einige südeuropäische, bisher zur Gattung *Rutilus* gestellte Arten zur Gattung *Phoxinellus* im neu umrissenen Sinn. Zu letzteren gehört nach Karaman *Ph.* (bisher *Rutilus) rubilio,* von Westkleinasien bis Italien verbreitet. Es kann vermutet werden, daß die spanische Art *R. macrolepidotus* ebenfalls im *Phoxinellus* aufgenommen werden muß. So wird auch der vorderasiatische und südanatolische *Rutilus tricolor* aus einem Quellsee zwischen Burdur und Antalya (Kirkgöz) zu *Ph. zeregi fahirae,* der *Rutilus atropatenus* aus einem Zufluß zur Kura in Aserbeidschan, UdSSR, zu *Ph. z. atropatenus* und *Rutilus sojuchbulagi* aus dem gleichen Gebiet zu *Ph. sojuchbulagi.* Andererseits wird ein bislang als zu *Poxinellus* gehörig betrachteter Fisch, nunmehr als *Acanthobrama callensis* eben der letzteren Gattung angefügt. Karaman scheint sich der monophyletischen Herkunft aller *Phoxinellus*-Arten nicht ganz sicher zu sein, denn er erörtert ausführlich die vielen Ähnlichkeiten, die zwischen *Leuciscus souffia* und der Art *Ph. pleurobipunctatus* bestehen. Sollten hier nachweislich engere verwandtschaftliche Beziehungen vorhanden sein, so müßte die Art *pleurobipunctatus* einem neuen Genus zugewiesen werden. Doch ist diese Problematik in unserer Betrachtung nur von untergeordneter Bedeutung. Hier ist nur wichtig, daß klein- oder zwergwüchsige Leuciscinae mit den Gattungen *Phoxinellus* (einschließlich einiger vorderasiatischer oder südeuropäischer *„Rutilus")* und *Acanthobrama* eine beinahe ideale perimediterrane Verbreitung im Süßwasser aufweisen, und daß die große Mannigfaltigkeit dieser Formen sich zwischen Dalmatien, Ciskaspien, Anatolien und Palästina findet. Die Gattung *Leucalburnus* schließlich ist mit zwei Arten auf die Umgebung von Izmir und auf den Oberlauf der Kura beschränkt. Auch eine südeuropäische Untergattung von *Rutilus, Pachychilon,* ist hier anzuschließen, deren drei Arten auf der Balkanhalbinsel beheimatet sind. Besonders die mir bekannten Arten der Gattung *Phoxinellus* sensu Karaman bevorzugen ruhiges Wasser oder die Uferränder großer Seen, gehen selbst, wie im Salda Gölü in Westanatolien, während einer Wachstumsphase in das Wasser des Sees mit hohem Gehalt an Magnesiumcarbonat. Bedenkt man, daß die Besiedlung der Pyrenäenhalbinsel auf Süßwasserwegen des kontinentalen Europas für unsere Cypriniden schwierig gewesen sein muß, bietet die Annahme einer wenigstens teilweise durch ein ausgesüßtes mediterranes Becken erfolgten Wanderung erhebliche Vorteile.

Zusammenfassung

Die sogenannte perimediterrane Fauna primärer Süßwasserfische setzt sich, historisch gesehen, aus drei verschiedenen Herkünften zusammen: a) südostasiatischen Gattungen, wie z. B. *Tor,* b) westasiatischen, wie z. B. manchen *Barbus*-Arten, und c) aus „Alteuropäern", die den Leuciscinae angehören. Für alle diese ihrer Herkunft nach sehr unterschiedlichen Cypriniden bot sich neben Süß-

wasserwegen im kontinentalen Europa und in Nordafrika auch die Möglichkeit der Ausbreitung mit Hilfe eines am Ende des Miozäns erfolgten Aussüßung des Mittelmeeres. Weitere, detaillierte Untersuchungen werden nötig sein, um den Umfang der Wanderung auf dem einen oder dem anderen der sich anbietenden Wanderungswege aus einem östlichen (kleinasiatischen oder anatolischen) Entwicklungszentrum zu überprüfen.

Literatur

Banarescu, P. (1968): Recent advances in teleost taxonomy and their implications on freshwater zoogeography. — Rev. Roum. Biol.-Zoologie, 13: 153—160.

Behnke, R. J. (1968): A new subgenus and species of trout from Southcentral Turkey. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 66: 1—15.

Berg, L. S. (1933): Übersicht über die Verbreitung der Süßwasserfische Europas. — Zoogeographica, 1: 107—203.

Bodenheimer, F. S. (1934): Contribution à l'étude de la zoogéographie des poissons du sud paléartique. — Bull. Soc. centr. d'aquiculture et de pêche. No. 4—6, Clermont (Oise).

Chaput, E. (1934): La position de la Turquie dans la structure géologique et physiographique de l'Europe. — C. R. ann. et arch. Soc. Turque Sc. Phys. et Nat., 1: 30—36.

Karaman, M. (1969): Süßwasserfische der Türkei. 7. Teil. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 66: 17—54.

— (1971): Revision der Barben Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 67: 125—154.

— (1972): Süßwasserfische der Türkei. 9. Teil. Revision einiger kleinwüchsiger Cypriniden-Gattungen (*Phoxinellus, Leucaspius, Acanthobrama* usw.) aus Südeuropa, Kleinasien, Vorderasien und Nordafrika. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 69: 115—155

Kosswig, C. (1943) Über Tethysrelikte in der türkischen Fauna. — C. r. Soc. Turque Sc. Phys. et Nat., 10: 31—46.

— (1950): Die Gattung *Tylognathus* in Vorderasien. — Neue Erg. u. Probl. d. Zoologie (Klatt-Festschr.): 406—415.

— (1952): Die Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische. — Hidrobiologi (Istanbul), Sér. B, 1: 85—101.

— (1955): Zoogegraphy of the Near East. — Syst. Zool., 4: 49—73 (96).

— (1956): Beitrag zur Faunengeschichte des Mittelmeeres. — Publ. Staz. Zool. Napoli, 28: 78—88.

— (1964): Bemerkungen zur Geschichte und zur Ökologie der Ichthyofauna Kleinasiens. — Zool. Anz., 1972: 1—15.

— (1965): Zur historischen Zoogeographie der Ichthyofauna im Süßwasser des südlichen Kleinasiens. — Zool. Jb., 92: 83—90.

— (1969): New contributions to the zoogeography of freshwater fish of Asia Minor, based on collections made between 1964—1967. — Israel Zool., 18: 249—254.

Kosswig, C., und F. Battalgil, (1942): Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische. — Rev. Fac. Sc. Istanbul, Sér. B., 7: 145—165.

Kuru, M. (1971): The freshwater fauna of Eastern Anatolia. — Rev. Fac. Sc. Istanbul, Sér. B, 36: 137—147.

— (1972): Rev. Fac. Sc. Istanbul, Sér. B, in press.

Ladiges, W. (1960): Süßwassserfische der Türkei I. Cyprinidae. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 58: 105—150.

Ruggieri, G. (1967): The Miocene and later evolution of the Mediterranean. Aspects of Tethyan biogeography. C. G. ADAMS and D. V. AGER, 283—290.

Steinitz, H. (1951): On the distribution and evolution of cyprinodontid fishes of the Mediterranean and the Near East. — Bonn. Zool. Beitr., 2: 113—124.

Verhoeff, K. W. (1941): Untersuchungen über die Fauna des Holägäum. — Zool. Anz., 135.

Villwock, W. (1972): Beitrag zur Kenntnis der Zahnentwicklung bei Zahnkarpfen der Tribus Aphaniini. — Mitt. hamb. zool. Mus. Inst., 68: 135—176.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Dr. C. Kosswig, 2 Hamburg 13, Papendamm 3 (Zool. Institut). Oder: Istanbul-Bebek, Inşirah Sok. 32.